Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie.

(Aus dem deutschen physiologischen Institute zu Prag.)

Achtzehnte Mittheilung.

Über Hemmungserscheinungen bei elektrischer Reizung quergestreifter Muskeln und über positive kathodische Polarisation.

Von **Dr. Wilhelm Biedermann,**

a. ö. Professor der Physiologie und erstem Assistenten am physiologischen Institute der deutschen Universität in Prag.

(Mit 1 Tafel.)

Bei Untersuchung der secundär-elektromotorischen Erscheinungen an dem Schliessmuskel von Anodonta[1] erschien vor Allem die Thatsache auffallend, dass hier ganz im Gegensatze zu dem gewöhnlichen Verhalten quergestreifter Stammesmuskeln vom Frosche nicht nur positiv anodische, sondern auch positiv kathodische Polarisation beobachtet wird, indem sowohl bei Ableitung von der anodischen wie kathodischen Hälfte des längsdurchströmten Muskels unter Umständen ein gleichgerichteter Nachstrom von oft sehr beträchtlicher Stärke auftritt, ohne dass es gleichzeitig zu einer irgend erheblichen inneren Polarisation der interpolaren Strecke gekommen wäre. Es ergibt sich hieraus

---

[1] Wie ich aus einem mir von Prof. Bernstein freundlichst übersendeten Exemplare seiner Dissertation „de animalium evertebratorum musculis nonulla. Berolini 1862", die mir bei Abfassung meiner Arbeit über den Schliessmuskel von Anodonta leider unzugänglich war, ersehe, machte er zuerst auf den eigenthümlichen „Tonus" dieses Präparates aufmerksam und untersuchte auch schon vor Fick die elektromotorischen Wirkungen desselben.

der Schluss, dass die Ursache der betreffenden Erscheinung lediglich in Veränderungen der Muskelsubstanz zu suchen ist, welche durch den polarisirenden Strom an dessen Austrittstellen erzeugt werden.

Die bei entsprechender Intensität und Schliessungsdauer des Stromes der Öffnung folgende anodische Dauererregung erklärt, wie die bisher vorliegenden Untersuchungen überzeugend darthun,[1] die positive anodische Polarisation in durchaus befriedigender Weise, während der am quergestreiften Muskel unter gewöhnlichen Verhältnissen in den Vordergrund tretende negativ kathodische Nachstrom sich wohl der Hauptsache nach als Folge einer Alteration der kathodischen Faserstellen durch die vorausgehende Schliessungserregung erweisen dürfte.

Wesentlich schwieriger ist es jedoch, zu einer bestimmten Vorstellung bezüglich der Ursache der negativ-anodischen und positiv-kathodischen Nachströme zu gelangen, zumal beide Erscheinungen, wie gezeigt werden soll, an dem quergestreiften Muskel nur unter gewissen Bedingungen deutlich hervortreten. Es scheint, dass hier in erster Linie gewisse Folgeerscheinungen der elektrischen Reizung tonisch contrahirter Muskeln in Betracht gezogen werden müssen, die sich nicht sowohl als Reizerscheinungen im gewöhnlichen Sinne, d. i. als Contractionsphänomene darstellen, sondern vielmehr als deren Gegentheil, als Erschlaffung vorher contrahirter Theile, bedingt durch eine Erregungshemmung.

Ich erinnere in dieser Beziehung nur an die so leicht nachweisbaren und zugleich so auffallenden Hemmungserscheinungen bei elektrischer Reizung des systolisch contrahirten Herzmuskels, durch deren Studium man nothwendig zu der Annahme von zwei den polaren Erregungserscheinungen antagonistischen Vorgängen geführt wird, die ich seinerzeit als „Schliessungs- und Öffnungshemmung“ oder „anodische und kathodische Hemmung“ bezeichnete, da jene primär an der Eintrittsstelle des Stromes, diese dagegen an der Austrittstelle desselben entsteht.[2]

---

[1] Diese Beiträge XII u. XIII. W. S. B. LXXXVIII Bd., III. Abth., und Hermann, Pflüger's Arch. XXXIII. Bd., p. 103 ff.

[2] Vergl. diese Beiträge XIV. W. S. B. LXXXIX, III. Abth.

Ich machte ferner darauf aufmerksam, dass unter der Voraussetzung eines dauernden tonischen Erregungszustandes die Folgen der elektrischen Reizung eines solchen Muskels mit Rücksicht auf die secundär elektromotorischen Erscheinungen sich unter Umständen als positiv kathodischer bezüglich negativ anodischer Nachstrom geltend machen müssten. So würde sich dann auch die starke positiv kathodische Polarisation, welche man unter geeigneten Umständen regelmässig bei elektrischer Reizung des Schliessmuskels von Anodonta beobachtet, in Hinblick auf den so sehr ausgeprägten „Tonus" desselben unter der Voraussetzung einer kathodischen Öffnungshemmung leicht erklären. Die Berechtigung dieser Auffassung, mit welcher übrigens auch andere in der erwähnten Arbeit angeführte Thatsachen in bester Übereinstimmung stehen, musste jedoch zweifelhaft bleiben, da es mir nicht gelungen war, in ganz unzweideutiger Weise das Vorhandensein polarer Erschlaffungserscheinungen, wie am Herzmuskel, so auch an dem genannten Objecte nachzuweisen. Doch konnte dieser Umstand kaum als ein principieller Einwand gelten, da der Tonus der betreffenden Präparate in der Regel so stark ist, dass eine nicht sehr ausgeprägte locale Erschlaffung sich dem Nachweis mittels graphischer Methoden wohl leicht zu entziehen vermag, umsomehr, als die Gestaltveränderungen stets nur träge und langsam erfolgen.

Mein Bestreben war seither darauf gerichtet, für die theoretische Auffassung der secundär elektromotorischen Erscheinungen des glatten Muschelmuskels und insbesondere der positiv kathodischen Polarisation an demselben durch Untersuchung besser geeigneter Objecte sichere und untrügliche Anhaltspunkte zu gewinnen.

Bei dem bedauerlichen Mangel an entsprechenden glattmuskeligen Organen scheinen zunächst Versuche am Herzen insbesondere wirbelloser Thiere Erfolg zu versprechen, scheitern jedoch meist an der Kleinheit des Objectes, das sich übrigens zu Polarisationsversuchen auch schon wegen des complicirten Faserverlaufes nur wenig eignet. Es blieb daher nur noch die Möglichkeit zu erwägen, quergestreifte Stammesmuskeln künstlich in einen dem „Tonus" gewisser glatter Muskeln vergleichbaren, stetigen und hinreichend lange anhaltenden Erregungszustand zu ver-

setzen und während der Dauer desselben einerseits die bei elektrischer Reizung erfolgenden Gestaltveränderungen, andererseits die secundär elektromotorischen Erscheinungen zu untersuchen. Ich habe es versucht, mit Hilfe der Veratrinvergiftung dieses Ziel zu erreichen, und will im Folgenden die Resultate meiner diesbezüglichen Versuche am M. sartorius des Frosches mittheilen.

Ich möchte hier nicht unerwähnt lassen, dass ich auf Anregung Prof. Hering's bereits vor mehreren Jahren Versuche über den Einfluss elektrischer Reizung dauernd verkürzter Muskeln anstellte· obschon es bereits damals wiederholt gelungen war, durch Schliessung eines elektrischen Stromes eine merkliche Erschlaffung an Muskelpräparaten herbeizuführen, die vorher durch Einwirkung von Ammoniakdämpfen in Dauercontraction versetzt worden waren, so erschienen doch die Resultate zu unsicher, um auf Grund derselben weitergehende Schlüsse abzuleiten.

I.

Die Gestaltveränderungen des mit Veratrin vergifteten Muskels bei Reizung mit dem Kettenstrome.

Seit v. Bezold[1] die merkwürdigen Wirkungen des Veratrins auf die quergestreiften Muskeln zuerst genauer feststellte, wurden dieselben wiederholt Gegenstand eingehender Untersuchungen, als deren Hauptergebniss wohl der Satz bezeichnet werden darf, dass die so überaus auffallende Nachwirkung jedes auch nur ganz kurze Zeit wirkenden Reizes lediglich in einem veränderten Zustand der Muskelsubstanz selbst begründet ist und, wie Fick[2] meint, wahrscheinlich auf einer „Steigerung des Erregungsprocesses über das normale Mass hinaus“ beruht.

Ich kann an dieser Stelle auf eine genauere Schilderung der durch Veratrinvergiftung bedingten Veränderungen der Zuckungscurve um so eher verzichten, als dieselben in zahlreichen Arbeiten eingehende Erörterung fanden, und ich wesentlich

---

[1] Unters. aus d. Würzburger Laboratorium, 1867.

Arbeiten aus d. physiolog. Laboratorium der Würzburger Hochschule, II. Lieferung 1873, p. 142 ff.

Neues nicht hinzuzufügen hätte. Ich will mich daher hier auch nur darauf beschränken, mit einigen Worten die Methode der Vergiftung zu besprechen, die sich im Verlaufe der Untersuchung als die für meine Zwecke geeignetste erwiesen hat. Da es mir zunächst darauf ankam, eine starke, und vor Allem möglichst lange anhaltende Contraction sämmtlicher Querschnitte des Sartorius zu erzielen, so schien die Vergiftung des ganzen Thieres der zweckmässigste Weg zu sein, und handelte es sich nur darum, einerseits die passendste Dosis zu finden und anderseits den Zeitpunkt festzustellen, welcher als der für die Herstellung des Muskelpräparates günstigste betrachtet werden darf.

Die ausserordentliche Empfindlichkeit des Froschmuskels für minimale, vom Blute aus zugeführte Mengen des Giftes hielt mich lange davon zurück, stärkere Dosen zu verwenden, da ich eine zu rasche Abnahme der Erregbarkeit befürchtete. In der Folge bewährte sich mir jedoch gerade die Anwendung grösserer Mengen bei kurzer Wirkungszeit am besten. Da die Versuche zum Theile schon in den Beginn der wärmeren Jahreszeit fielen, die Muskeln von Rana esculenta sich aber meinen früheren Erfahrungen zufolge um diese Zeit zu elektrophysiologischen Versuchen im Ganzen nur wenig eignen, so bediente ich mich später fast ausschliesslich der Muskeln von R. temporaria und hatte dies nicht zu bereuen, indem sich herausstellte, dass dieselben überhaupt viel erregbarer und daher besser zu verwenden sind, als die von R. esculenta selbst zur günstigsten Jahreszeit.

Obschon, wie bereits Köllicker zeigte, die Wirkung des Veratrins durch vorhergehendes Curarisiren nicht merklich beeinträchtigt wird, beschränkte ich mich doch in der Regel auf die alleinige Anwendung des ersten Giftes, da gewisse durch die Nerven vermittelte Bewegungserscheinungen an den Muskeln des vergifteten Thieres in sicherster Weise das geeignete Stadium der Giftwirkung erkennen lassen. Im Übrigen habe ich mich jedesmal durch besondere Controlversuche vergewissert, dass durch gleichzeitige Anwendung von Curare die Resultate der im Folgenden zu beschreibenden Versuche in keiner Weise beeinträchtigt werden.

Ich brachte in der Regel 6—7 Tropfen einer 1 % Lösung von Veratrin acet. in den Rückenlymphsack und tödtete den

Frosch spätestens nach 10 Minuten. Gewöhnlich genügen schon 5—7 Minuten, um jene Symptome hervorzurufen, welche, wie schon erwähnt, das geeignete Stadium der Giftwirkung charakterisiren. Als solche sind vor Allem mehr oder weniger ausgeprägte tetanische Streckkrämpfe der Unterextremitäten zu nennen, die einander in ziemlich kurzen Pausen folgen und durch lebhafte Unruhe des Thieres und häufig wiederholtes krampfhaftes Aufsperren des Maules eingeleitet werden. Es muss als Regel gelten, das Thier vor dem völligen Erlöschen der Reflexe zu tödten, zu einer Zeit wo das Herz noch kräftig schlägt und die Circulation allerorts im Gange ist. Die blossgelegten Muskeln sollen durchscheinend sein und eine schön rothe Farbe zeigen. Ein sicheres Kriterium der Brauchbarkeit ist es ferner, wenn die Bauchmuskeln bei mechanischer Reizung, etwa durch Fassen mit der Pincette in eine lang anhaltende tetanische Contraction verfallen und wenn das Gleiche bei Herstellung des Sartoriuspräparates nach Durchschneidung des zugehörigen Nerven der Fall ist. Hiebei sieht man oft, dass der raschen Zuckung im Momente der Durchschneidung des Nerven nach kurzer Pause eine weitere, langsamer zunehmende Verkürzung folgt, welche dann längere Zeit constant bleibt und nur ganz allmälig der Wiedererschlaffung weicht. Hat man den Frosch zu einer Zeit getödtet, wo die spontanen Bewegungen bereits aufgehört haben und auch die Reflexerregbarkeit fast gänzlich erloschen ist, so findet man die Muskeln in der Regel schon kaum mehr in brauchbarem Zustande; sie reagiren dann zwar noch auf Reize mit einer tetanischen Verkürzung, doch zeigt dieselbe niemals jene lange Dauer, wie in einem früheren Vergiftungsstadium.

Gewisse Giftwirkungen an quergestreiften Muskeln, wie z. B. die Folgen der Behandlung mit Lösungen von Kali- oder Natronsalzen, lassen sich bekanntlich durch Auslaugen mit einer indifferenten Flüssigkeit fast vollständig wieder beseitigen. Dies gilt nun bemerkenswertherweise nicht oder wenigstens nicht annähernd in demselben Masse für das Veratrin, sei es nun, dass dasselbe in die Blutbahn gebracht oder direct auf den Muskel applicirt wird. Es ist dieser Umstand von Wichtigkeit, da er es ermöglicht, die Reizversuche an einem und demselben Präparate oft hintereinander zu wiederholen, was aus später zu erörternden

Gründen nur innerhalb längerer Ruhepausen geschehen kann, während deren das Präparat in 0·6% NaCl-Lösung getaucht bleibt oder mit derselben doch befeuchtet werden muss.

Verzeichnet man die Gestaltveränderung des in der beschriebenen Weise mit Veratrin vergifteten Sartorius, indem man denselben mittels der beiderseits befindlichen Knochenstümpfe in gewöhnlicher Weise oder im Hering'schen Doppelmyographen ohne Mittelklemme befestigt, nachdem vorher eine der beiden beweglichen unpolarisirbaren Elektroden dauernd fixirt wurde, so erhält man im Wesentlichen gleiche Curven, ob nun die Reizung durch einen irgendwo in der Continuität des Muskels einwirkenden Inductionsschlag oder aber durch möglichst kurze Schliessung eines Kettenstromes in der einen oder anderen Richtung bewirkt wird. In beiden Fällen bleibt so zu sagen die Contractionswelle auf ihrem Wege durch den Muskel fixirt und erzeugt so einen mehr oder weniger langen, in fast gleicher Stärke anhaltenden Tetanus, oder, wie man sich mit Rücksicht auf die bisher gänzlich mangelnden Beweise der discontinuirlichen Natur der betreffenden Contraction wohl besser ausdrückt, eine „tonische“ Verkürzung des gesammten Muskels in allen seinen Theilen.

Wie bereits v. Bezold und Fick hervorhoben, kann man verschiedene Formen der Zusammenziehung des Veratrinmuskels unterscheiden, von denen ich als eine der am häufigsten vorkommenden nur die erwähne, bei welcher der eigentlichen tonischen Dauercontraction eine mehr oder weniger deutlich ausgesprochene, rasch verlaufende Initialzuckung vorangeht. Es tritt dann ähnlich, wie ich dies oben schon als Folge der Nervendurchschneidung erwähnte, im Momente der Reizung eine rasche Zusammenziehung des Muskels ad maximum ein, worauf sofort eine beträchtliche Wiederverlängerung erfolgt, der sich nun eine abermalige langsame Contraction anschliesst, die nur ganz allmälig der Erschlaffung weicht (Taf. I, Fig. 8).

Andeutungen dieser eigenthümlichen Verkürzungsweise habe ich kaum jemals ganz vermisst, insbesondere nach längerem Verweilen des Präparates in verdünnter Kochsalzlösung. Es kann, wie schon Fick nachwies, nicht davon die Rede sein, die erwähnte Anfangszuckung etwa durch indirecte Erregung des

Muskels von Seite der intermusculären Nerven zu erklären und nur die nachfolgende Dauerverkürzung auf directe Muskelreizung zu beziehen, denn man beobachtet ganz dieselben Curvenformen auch nach vorgängigem Curarisiren. Möglicherweise hängt die Erscheinung zusammen mit der in neuerer Zeit von Grützner[1] behaupteten Zusammensetzung des Muskels aus zwei morphologisch und physiologisch differenten, den rothen und weissen Muskeln entsprechenden Faserarten. Zu Gunsten dieser Anschauung liesse sich vielleicht noch geltend machen, dass derartige doppelgipflige Contractionscurven nicht selten auch unter anderen Verhältnissen, wie z. B. nach localer Behandlung mit Na_2CO_3 oder selbst an ganz normalen Curaremuskeln beobachtet werden. Grützner[1] glaubt sogar, dass sie gerade für den frischen Sartorius des Frosches die Regel darstellen.

Für die im Folgenden zu beschreibenden Versuche erscheint die eben besprochene Verkürzungsform nicht eben als die günstigste. Geeigneter erweist sich noch jene, wo der anfangs raschen, dann etwas langsamer werdenden Contraction erst nach Verlauf mehrerer Secunden die allmälig zunehmende Wiederverlängerung folgt.

Schliesst man in einem solchen Falle nach Erreichung des Maximums der Verkürzung einen Kettenstrom von mittlerer Stärke (etwa zwei Daniell'sche Elemente) während 1—2 Sec. am besten in absteigender Richtung, so beobachtet man fast ausnahmslos eine bisweilen ziemlich beträchtliche Verlängerung des Muskels, welche zeitlich mit dem Momente der Schliessung zusammenfällt und sich durch einen plötzlichen steilen Abfall der Curve verräth. Während der Schliessungsdauer verläuft dieselbe entweder fast horizontal weiter oder zeigt eine schwächere Neigung gegen die Abscisse, um erst nach Öffnung des Stromes wieder steiler abzusinken. Nur ausnahmsweise beobachtet man unter diesen Umständen bei Öffnung des Reizstromes ein schwaches Wiederansteigen der Curve als Ausdruck der Öffnungserregung des Muskels.

---

[1] Recueil zoologique suisse. Tome I, Nr. 4. (Zur Anatomie u. Physiol. quergestr. Muskeln).

[2] L. c. p. 675.

Schliesst man den Strom zu einer Zeit, wo der Muskel sich nicht mehr in maximaler Verkürzung befindet, so beobachtet man in der Regel auch eine mehr oder weniger deutliche Schliessungscontraction. Wiederholt man die gleiche Reizung durch kurzdauerndes Schliessen des Stromes bei unveränderter Richtung desselben in verschiedenen Phasen der Verkürzung und Wiederverlängerung des Muskels, so zeigt sich, dass die Anspruchsfähigkeit desselben für den Schliessungsreiz im Allgemeinen eine um so geringere ist, in einem je höheren Grade er noch zur Zeit der Reizung verkürzt erscheint. Nicht selten reagirt aber selbst der vollkommen erschlaffte Muskel, unmittelbar nachher kaum merklich auf denselben Reiz, der kurz vorher eine mächtige Contraction auslöste. In der Mehrzahl der Fälle hält jedoch die Zunahme der Schliessungsreizerfolge vollkommen gleichen Schritt mit der allmälig zunehmenden Erschlaffung des Muskels, so dass die während derselben in gleichen Zwischenräumen ausgelösten, fast immer rasch verlaufenden Schliessungszuckungen sämmtlich zu gleicher Höhe über einer Linie als Abscisse sich erheben, welche dem absteigenden Aste der Curve entspricht, die der Muskel auch nach nur einmaliger Reizung verzeichnet haben würde. Analoge Beobachtungen machte Fick auch bei indirecter Erregung eines mit Veratrin vergifteten Froschmuskels vom Nerven aus und komme ich auf dieselben unten noch zurück.

Beobachtet man den in Dauercontraction befindlichen Veratrinmuskel während der elektrischen Reizung genauer, so sieht man leicht, dass die oben beschriebene, an der Curve durch eine fast rechtwinkelige Einknickung sich verrathende Erschlaffung bei Schliessung des Stromes im wesentlichen eine locale, und zwar auf die nächste Umgebung der Anode beschränkte Erscheinung darstellt, womit übrigens auch die im Vergleich zur Gesammthöhe der Curve geringe Grösse des Abfalls in Übereinstimmung steht.

Mit grösserer Sicherheit und in einer viel vollkommeneren Weise lässt sich dieselbe Thatsache jedoch mit Hilfe des einfachen Kunstgriffes feststellen, den Muskel in der Mitte derart zu fixiren, dass bei unbehinderter Fortpflanzung der Erregung die Gestaltveränderungen der einen Hälfte sich nicht direct auf die andere zu übertragen vermögen. Ich bediente mich hiebei ganz desselben Verfahrens, das bereits in einer früheren Mittheilung ein-

gehende Besprechung fand[1] und glaube daher hier von einer genaueren Beschreibung absehen zu dürfen.

Die Erscheinungen, welche ich bei elektrischer Reizung des tonisch contrahirten Muschelmuskels, wiewohl vergeblich, nachzuweisen hoffte, treten unter diesen Verhältnissen an dem mit Veratrin vergifteten Sartorius des Frosches mit überzeugender Deutlichkeit hervor. (Taf. I, Fig. 1—7).

Hat man den Muskel mit der gehörigen Vorsicht in vollkommen erschlafftem Zustande im Doppelmyographen befestigt und die Mitte schonend zwischen Ölthon fixirt und schickt man nun einen einzelnen Inductionsschlag von entsprechender Stärke durch die ganze Länge des Muskels oder auch nur durch einen Theil desselben, so verkürzen sich in der Regel beide Hälften nahezu gleich stark und die zugehörigen Schreibstifte zeichnen (der eine nach oben, der andere nach unten) Curven, welche, abgesehen von Grössenverschiedenheiten, in jeder Hinsicht denen gleichen, die oben von dem frei zuckenden Muskel beschrieben wurden. Schliesst man dann, während der Muskel auf dem Maximum der Contraction verharrt, einen aufsteigend gerichteten Kettenstrom von hinlänglicher Stärke, so sieht man die anodische Hälfte sich sofort beträchtlich verlängern, die derselben entsprechende Curve daher plötzlich steil absinken, während in der Regel gleichzeitig die kathodische Muskelhälfte sich noch etwas mehr verkürzt, oder aber keinerlei Längenänderungen erkennen lässt. Öffnet man hierauf den Strom nach kurzer Schliessungsdauer, so zeigen sich günstigen Falls gerade entgegengesetzte Gestaltveränderungen beider Muskelhälften. Die anodische verkürzt sich nun in oft nicht unerheblichem Grade, welche Contraction offenbar als Ausdruck der Öffnungserregung gedeutet werden muss, während zugleich die der Kathode entsprechende Hälfte deutlich stärker erschlafft, als es ohne Hinzukommen der Reizung voraussichtlich würde der Fall gewesen sein. Bei rascher Wiederholung der Reizungen mit gleichgerichtetem Strome treten, wenngleich in abnehmendem Masse, dieselben Erscheinungen wie zu Anfang des Versuches hervor, so lange sich überhaupt der Muskel noch in beträchtlichem Grade verkürzt zeigt. Dabei macht sich wieder

[1] Dies Beiträge II u. III. W. S. B. LXXIX. Bd. III. Abth.

die schon oben erwähnte Thatsache geltend, dass nämlich die Anspruchsfähigkeit der kathodischen Muskelhälfte für den Schliessungsreiz durchaus nicht immer in dem Maasse zunimmt, als die Erschlaffung vorschreitet, sondern oft noch wesentlich vermindert erscheint, wenn der Muskel seine ursprüngliche Länge bereits wieder erreicht hat. Nach einer längeren Pause stellt sich jedoch ausnahmslos die anfängliche Erregbarkeit wieder her, und man ist auf diese Weise in den Stand gesetzt, die Versuche an einem und demselben Präparate mit gleichem Erfolge mehrmals hintereinander zu wiederholen.

Ich brauche wohl kaum zu erwähnen, dass an dem letzteren auch nichts Wesentliches geändert wird, wenn man von vorneherein mit absteigendem statt aufsteigendem Strome reizt, es sei denn, dass die an der anodischen Muskelhälfte im ersteren Falle hervortretenden Wirkungen der Reizung in der Regel minder ausgeprägt erscheinen, als die auf Seite der Kathode, was wohl der Hauptsache nach auf die grössere Dichte des Stromes an der Austrittsstelle zu beziehen sein dürfte. Insbesondere ist dann die plötzliche Erschlaffung der kathodischen Muskelhälfte bei Öffnung des Stromes oft überaus deutlich ausgeprägt und gibt sich unmittelbar als eine der anodischen Schliessungshemmung gleichwerthige Erscheinung zu erkennen (Fig. 5).

Aus der vorstehenden Schilderung der Gestaltveränderungen, welche man bei elektrischer Reizung eines in tonischer Contraction befindlichen Veratrinmuskels beobachtet und aus der Betrachtung der beigegebenen Curvenbeispiele ergibt sich unmittelbar, dass es sich hier im Wesentlichen um locale, auf die nächste Umgebung der „physiologischen Kathode“ beziehungsweise „Anode“ beschränkte Veränderungen des Muskels handelt, über deren mögliche Ausbreitung über den Ort ihrer directen Entstehung hinaus die betreffenden Versuche zunächst keinen Aufschluss geben.

Soweit meine bisherigen Erfahrungen reichen, scheint es übrigens, dass eine Fortpflanzung der Erregungshemmung über eine grössere Strecke des Muskels unter den in Rede stehenden Verhältnissen weder von der Anode (bei der Schliessung) noch auch von der Kathode her (bei der Öffnung des Reizstromes) stattfindet, obschon hiermit die Möglichkeit einer solchen Fort-

leitung durchaus nicht in Abrede gestellt werden soll, um so weniger als Beispiele hiefür thatsächlich vorliegen. (Vergl. meine Beobachtungen am Herzmuskel der Schnecke).

Die mit der Öffnung des Reizstromes zeitlich zusammenfallende Erschlaffung des kathodischen Muskelendes erklärt nun auch die oben erwähnte hemmende Nachwirkung der elektrischen Reizung des ungetheilten Muskels, im Falle die Öffnungserregung an der Anode nicht sehr beträchtlich ist. Denn offenbar ist die Art der Gestaltveränderung des ganzen Muskels bei Öffnung des Stromes lediglich bedingt durch das gegenseitige Verhältniss der beiden antagonistischen Veränderungen an den Polen. Überwiegt, wie dies insbesondere bei starker Verkürzung des Muskels die Regel zu sein pflegt, die kathodische Öffnungshemmung, so muss natürlich eine rasche weitere Verlängerung bei Öffnung des Stromes erfolgen, die sich dann scheinbar als Nachwirkung der in der Regel stärker ausgeprägten anodischen Schliessungshemmung darstellt.

Es ergibt sich hieraus unmittelbar, dass ein voller Einblick in die Gesetzmässigkeit der eben besprochenen mechanischen Reizerfolge des dauernd verkürzten Muskels sich nur mit Hilfe des Doppelmyographen, unter Anwendung des Kunstgriffes, die Muskelmitte zu fixiren, gewinnen lässt.

Ich glaube nicht zu weit zu gehen, wenn ich in den beschriebenen Gestaltveränderungen des durch Veratrin künstlich in einen „tonusähnlichen“ Zustand versetzten Sartorius ein vollkommenes Analogon zu den seinerzeit von mir erörterten Folgeerscheinungen der elektrischen Reizung des systolisch contrahirten Herzmuskels erblicke. Hier wie dort lassen sich neben den gewöhnlichen polaren Erregungserscheinungen, die allerdings minder deutlich als während des Ruhezustandes hervortreten und unter Umständen gar nicht zum Ausdrucke kommen, auch polare Hemmungsvorgänge direct nachweisen, die sich durch Aufhebung beziehungsweise Verminderung eines schon bestehenden Erregungszustandes und eine dadurch bedingte zunächst locale Erschlaffung des Muskels äussern.

Als eine hiehergehörige Erscheinung ist sicher auch die seit lange bekannte Verlängerung eines in Öffnungsdauercontraction befindlichen Muskels bei Schliessung des

gleichgerichteten Stromes zu betrachten, die sich nur insoweit unterscheidet, als es sich dabei um Hemmung eines durch die Nachwirkung der vorhergehenden Durchströmung an der physiologischen Anode erzeugten Erregungszustandes handelt.

Berücksichtigt man ferner die Thatsache, dass ungeachtet der grossen Empfindlichkeit des in Ruhe befindlichen Veratrinmuskels für den Schliessungsreiz, dieser doch im Allgemeinen um so geringere Wirkungen entfaltet, je stärker der Muskel zur Zeit der Reizung noch contrahirt ist, bisweilen aber auch nach völliger Wiederausdehnung noch versagt, so scheint in diesem Verhalten eine weitere Analogie mit dem systolisch contrahirten Herzmuskel und insbesondere mit dem tonisch verkürzten Muschelmuskel gegeben zu sein. Für den ersteren zeigte bekanntlich Marey[1], dass er sich während der Systole schwachen Reizen gegenüber gänzlich unempfindlich erweist, während der gleiche Reiz das diastolische Herz zur Contraction, und zwar in um so höheren Grade anregt, in einem je späteren Stadium der Erschlaffung er einwirkt. Hiebei wird man unmittelbar an die bereits erwähnte Beobachtung Ficks[2] erinnert, dass bei indirecter rhythmischer Reizung eines in dauernder Contraction befindlichen Veratrinmuskels, alle dadurch ausgelösten Zuckungen „sich zu sehr annähernd gleicher Höhe erheben“, so dass die Fusspunkte derselben sämmtlich in einer Curve liegen, welche, wie es scheint, genau der allmäligen Wiederausdehnung des Muskels nach der ersten Zuckung entspricht.

Hinsichtlich des aus glatten Faserzellen bestehenden Muschelschliessmuskels fand ich selbst, dass derselbe im Zustande tonischer Contraction auch auf sehr starke Schliessungsreize nicht merklich reagirt, obschon er bei Öffnung des Stromes sich unter Umständen kräftig zusammenzieht. Möglichst erschlafft verhält es sich dagegen dem Strome gegenüber (abgesehen von dem verschiedenen zeitlichen Verlauf der Verkürzung) durchaus wie ein normaler quergestreifter Muskel, indem dann die Empfindlich-

---

[1] Physiologie expérimentale (Travaux du laboratoire de Marey, 1876, p. 63 ff.)

[2] L. c. p. 146.

keit für Schliessungsreize jene für den Öffnungsreiz bei weitem übertrifft.

Wenn schon die bisher erörterten Thatsachen sehr entschieden zu Gunsten der Annahme zu sprechen scheinen, dass hinsichtlich der Folgeerscheinungen der elektrischen Reizung weitgehende Analogien bestehen zwischen dem durch Veratrin in dauernde Zusammenziehung versetzten quergestreiften Stammesmuskel einerseits, dem tonisch verkürzten Muschelschliessmuskel und dem systolisch contrahirten Herzen anderseits, so wird diese Annahme noch wesentlich gestützt durch die Übereinstimmung, welche, wie gezeigt werden soll, bezüglich der secundär elektromotorischen Erscheinungen zwischen dem Muschelmuskel und dem mit Veratrin vergifteten quergestreiften Muskel besteht.

II.

Die secundär elektromotorischen Erscheinungen des elektrisch gereizten Veratrinmuskels.

Bereits du Bois-Reymond[1] beschäftigte sich mit der experimentellen Lösung der Frage, wie sich die Polarisationserscheinungen des quergestreiften Muskels während tetanischer Erregung desselben verhalten und gelangte zu dem Resultate, dass „der tetanisirte Muskel weniger starke (positive) Polarisation annimmt als der ruhende“.

Ich richtete mein Augenmerk zunächst ebenfalls auf die Untersuchung der secundär elektromotorischen Erscheinungen eines vom Nerven aus tetanisirten Muskels und wählte hiezu den Sartorius als das voraussichtlich geeignetste Object. Indessen musste ich mich bald überzeugen, dass auf diesem Wege befriedigende Ergebnisse kaum zu erhoffen waren, da sich herausstellte, dass der Tetanus hier in der Regel viel zu kurze Zeit in gleicher Stärke anhält, um mit genügender Sicherheit experimentiren zu können. Ausserdem schien es mir wünschenswerth, an Stelle des discontinuirlichen Tetanus einen mehr stetigen, dem Tonus vergleichbaren Erregungszustand, zu setzen und wandte

---

[1] Sitzungsberichte der Berliner Akademie, physikalisch-mathematische Classe, vom 5. April 1883. (Über secundär-elektromotorische Erscheinungen an Muskeln, Nerven und elektr. Organen.)

mich daher wieder zu dem bereits erprobten Mittel der Vergiftung mit Veratrin.

Die Methode der Vergiftung des ganzen Muskels vom Blute aus, welche sich für die Untersuchung der bei elektrischer Reizung zu beobachtenden Gestaltveränderungen erfahrungsgemäss am meisten empfiehlt, erwies sich minder geeignet, wenn es sich, wie jetzt, darum handelt, mittels des Galvanometers die Folgen der Reizung zu untersuchen. Es hat dies seinen Grund hauptsächlich in dem Umstande, dass sowohl die Stärke der Erregung, wie auch der zeitliche Verlauf des Abklingens derselben voraussichtlich nicht an allen Punkten genau dieselben sind, wodurch natürlich ganz unberechenbare Spannungsdifferenzen in der Continuität des Muskels bedingt werden, die es unmöglich machen, das Resultat der Beobachtung in jedem Falle sicher zu deuten. Ich habe mich daher später ausschliesslich der localen Vergiftung des Muskels durch directe Application einer entsprechend verdünnten Lösung von Veratrin acet. bedient und bin auf diesem Wege zu ganz unzweideutigen Ergebnissen gelangt.

Ehe ich auf die Darlegung derselben eingehe, seien in Kürze noch die experimentellen Hilfsmittel erwähnt, deren ich mich bei meinen Versuchen bedienen konnte. Ich war in der Lage, ein neues grosses Spiegelgalvanometer mit Glockenmagneten von Edelmann in München benützen zu können, das gerade für die beabsichtigten Untersuchungen ganz wesentliche Vortheile bot, indem die äusserst starke Dämpfung nahezu vollkommene Aperiodicität ohne Anwendung des Haüy'schen Stabes ermöglicht, wobei die Beruhigungszeit nur wenig mehr als eine Secunde beträgt.

Die Drahtrollen des Edelmann'schen Instrumentes haben jedoch wegen ihrer grossen Dimensionen und wegen der grossen Zahl der Windungen einen für die vorliegenden Versuche allzu bedeutenden Widerstand und ich bediente mich desshalb statt derselben zweier nach Angabe Prof. Hering's gefertigter, mit geringerer Windungszahl. Jede derselben besteht im Wesentlichen aus einer kupfernen dünnwandigen Halbkugelschale, deren Höhlungen, wenn die Rollen möglichst genähert sind, den kugelförmigen Dämpfer fast ganz umschliessen; dadurch, dass die Drähte direct über diese Kupferhülsen gewickelt sind, ist der

grösste Theil des schädlichen Raumes, den die selbst bis zur Berührung genäherten Edelmann'schen Rollen unausgefüllt lassen, ausgenützt und die Windungen liegen zugleich dem Magneten viel näher als dort, so dass ungeachtet der geringen Zahl derselben die Empfindlichkeit des Instrumentes nicht unbeträchtlich zugenommen hat.

Bei Ableitung vom künstlichen Querschnitt eines Sartorius und einer etwa der Mitte des Muskels entsprechenden Stelle mittels der bereits wiederholt erwähnten Pinselelektroden beobachtete ich durchschnittlich eine Ablenkung von 40—50 Skalentheilen bei einem Abstande der Skala von etwa 2·5 Meter. Der N. ischiadicus eines grösseren Frosches ergab unter gleichen Umständen bei Ableitung einer etwa 1 Ctm. langen Strecke Ausschläge von 5—8 Skalentheilen.

Dieser Grad von Empfindlichkeit erwies sich in der Folge als durchaus zureichend, um selbst noch viel geringfügigere elektromotorische Wirkungen als die sind, um welche es sich bei den im Folgenden zu beschreibenden Versuchen handelt, mit aller nur wünschenswerthen Sicherheit nachweisen zu können. Dabei bietet das Instrument vor Allem den nicht zu unterschätzenden Vortheil, dass die Schnelligkeit, mit welcher der Magnet den richtenden Kräften folgt, es ermöglicht, selbst sehr rasch ihr Zeichen wechselnde Spannungsdifferenzen zu erkennen.

Bezüglich der übrigen Versuchsanordnung kann ich durchwegs auf frühere Mittheilungen verweisen, da dieselbe vollkommen mit der dort beschriebenen übereinstimmt.[1] Doch konnte ich auch hier, wie bei den Polarisationsversuchen am Muschelmuskel vorerst von der Benützung des Pendelrheotoms absehen, da die Schliessungszeit des Reizstromes im Allgemeinen nicht unter eine mit Hilfe der Doppelwippe erreichbare Grenze herabsinken darf, wenn die im Folgenden zu beschreibenden Wirkungen mit hinreichender Deutlichkeit hervortreten sollen. Auf eine genauere Bestimmnng der Übertragungszeit in jedem einzelnen Falle kommt es übrigens bei den vorliegenden Versuchen gar nicht an. Zur Reizung dienten ausschliesslich Kettenströme, und

---

[1] Siehe Beiträge XII.

bediente ich mich in der Regel zweier Daniell'schen Elemente als Stromquelle.

Ich habe bereits in einer früheren Mittheilung[1] gezeigt, dass es leicht gelingt, durch directe Einwirkung entsprechend verdünnter Lösungen von Veratrin acet. in 0·6% Kochsalzlösung, genau denselben veränderten Zustand der Muskelsubstanz örtlich beschränkt herbeizuführen, den man bei Vergiftung des ganzen Thieres an allen Muskeln in ihrer Totalität beobachtet, und dieses Verhalten benützt, um das Gesetz der polaren Erregung durch den elektrischen Strom unmittelbar anschaulich zu machen. Ich wies später[2] auch auf den unter Umständen ausserordentlich starken „Actionsstrom" hin, welchen man an jedem einseitig mit Veratrin behandelten Sartorius nach Momentanreizung an beliebiger Stelle bei Ableitung von dem vergifteten Muskelende und einem oberhalb gelegenen Punkte des Längsschnittes zu beobachten Gelegenheit hat. Die demselben zu Grunde liegende Spannungsdifferenz ist, wie ich schon damals fand, eine sehr anhaltende und überdauert unter allen Umständen die sichtbare örtliche Dauercontraction des Muskels.

Für den vorliegenden Zweck, wo es sich lediglich um die Untersuchung der unter dem Einflusse eines elektrischen Stromes eintretenden galvanischen Veränderungen einer abwechselnd ruhenden und erregten Muskelstrecke handelt, war es daher eine nothwendige Vorbedingung, die Negativität der letzteren als Ausdruck der Erregung möglichst andauernd zu machen, um während dieser Zeit mindestens einen Polarisationsversuch ausführen zu können. Es bedarf hiezu einer bestimmten Methode der localen Muskelvergiftung, und kann ich folgendes Verfahren als dasjenige bezeichnen, welches bei genügender Empfindlichkeit des Präparates kaum jemals im Stiche lässt.

Wie bei den im ersten Abschnitte der vorliegenden Arbeit beschriebenen Versuchen, bediente ich mich auch hier fast durchwegs des M. Sartorius von *R. temporaria* und vergiftete die Thiere in der Regel vorher mit einer starken, rasch wirkenden Dosis Curare, ohne dass sich übrigens ein Unterschied herausgestellt

---

[1] Siehe Beiträge IV. W. S. B. LXXX. Bd., III. Abth.

[2] „ „ V. W. S. B. LXXXI. Bd., III. Abth., pag. 107.

hätte, wenn das Curarisiren unterblieb. Der Muskel wurde sodann in gewöhnlicher Weise an beiden Enden mit den betreffenden Knochenstümpfen in Verbindung gelassen und vor der Reizung in horizontaler Lage unbeweglich ausgespannt, nachdem zuvor das untere schmale Ende in einer Ausdehnung von etwa 5 Mm. 5—10 Minuten lang in eine 0·01—0·03 $^0/_0$ Lösung von Veratrin acet. in 0·6 $^0/_0$ Kochsalzlösung getaucht worden war.

Man muss es sich insbesondere bei diesen Versuchen zur Regel machen, nur solche Präparate zu wählen, deren Muskeln intensiv roth erscheinen, da man andernfalls nicht darauf rechnen kann, die Folgeerscheinungen der Reizung mit voller und überzeugender Deutlichkeit wahrzunehmen.

In der Regel treten bei dem Eintauchen des Muskelendes in die Veratrinlösung nach einiger Zeit Contractionen auf, die man am besten durch schwache Belastung des vertical hängenden Muskels verhindert, um zu vermeiden, dass ausser der direct eingetauchten Strecke noch andere Punkte der Oberfläche mit der Lösung in Berührung kommen.

Der Umstand, dass selbst so stark verdünnte Veratrinlösungen noch chemisch reizend auf die Muskelsubstanz zu wirken vermögen, bedingt es nun auch, dass nach der angegebenen Zeit die eingetauchte Muskelstrecke oft und zwar gerade an den besten Präparaten sich bereits in Dauercontraction befindet und demgemäss bei Ableitung vom unteren Ende und einem der Mitte des Muskels etwa entsprechenden Punkte von vorneherein ein starker aufsteigender Actionsstrom beobachtet wird, der nur ganz allmälig abklingt.

Einerseits um dies auszuschliessen, anderseits aber aus Gründen, die später noch erörtert werden sollen, fand ich es zweckmässig, die Polarisationsversuche nicht unmittelbar nach dem Entfernen des Muskels aus der Giftlösung vorzunehmen, sondern erst nach längerem Verweilen ($^1/_4$ Stunde und mehr) des letzteren in physiologischer Kochsalzlösung.

Wie schon oben erwähnt wurde, lässt sich, abweichend von den durch locale Behandlung mit Kali oder Natronsalzen bewirkten Veränderungen der Muskelsubstanz, die so sehr characteristische Veratrinwirkung selbst durch lang anhaltendes Auslaugen mit indifferenten Flüssigkeiten nicht beseitigen, sondern dauert

in fast unveränderter Stärke bis zum Absterben des Muskels an, sei es nun, dass derselbe in toto oder nur local vergiftet wurde.

War der Muskel bei der Präparation nicht verletzt worden und ist auch die im Gefolge einer etwaigen Dauercontraction des veratrinisirten Abschnittes auftretende Negativität durch längeres Verweilen in 0·6 % Kochsalzlösung beseitigt, so lassen sich an dem möglichst vorsichtig ausgespannten Muskel in der Regel nur ganz unerhebliche Spannungsdifferenzen zwischen dem vergifteten Ende und der Muskelmitte nachweisen, unerheblich wenigstens mit Rücksicht auf die Empfindlichkeit der benützten Bussole. Schliesst man nun für ganz kurze Zeit den Strom von zwei Daniell'schen Elementen zunächst in absteigender Richtung, so dass derselbe die ganze Länge des Muskels durchsetzt (die Reizelektroden werden beiderseits an die Knochen angelegt), so erfolgt, wenn unmittelbar nachher der Boussolkreis durch Umlegen der Wippe geschlossen wird, regelmässig ein sehr starker Ausschlag im Sinne eines dem polarisirenden entgegengesetzten Stromes, dessen Intensität stets unverhältnissmässig grösser ist als die eines an normalen Muskelpräparaten unter gleichen Verhältnissen, aber nach viel längerer Schliessungsdauer auftretenden negativen kathodischen Polarisationsstromes oder selbst des Demarcationsstromes.

Es kann wohl nicht bezweifelt werden, dass diese Spannungsdifferenz durch die starke und anhaltende Dauererregung der mit Veratrin behandelten Muskelstrecke bedingt wird, der dadurch erzeugte Strom aber demgemäss als ein „Actionsstrom" aufzufassen ist.

Sehr häufig (und es sind dies gerade die für die folgenden Versuche günstigsten Fälle) erfolgt die zeitliche Entwicklung dieses Stromes derart, dass unmittelbar nach Öffnung des Reiz- und Schliessung des Bussolkreises die Ablenkung sehr rasch eine gewisse Grösse erreicht, hierauf für kurze Zeit constant bleibt und dann allmälig während mehrerer Secunden zunimmt, um endlich langsam abzuklingen.

Compensirt man nun möglichst rasch und wiederholt die Reizung mit absteigendem Strome in gleicher Weise wie vorher, während die Stellung des Magneten unverändert bleibt oder noch in Zunahme begriffen ist, so sieht man ausnahmslos

einen mehr oder minder beträchtlichen Rückschwung im Sinne eines gleichgerichteten, also positiven Polarisationsstromes erfolgen, worauf das Scalenbild entweder in seine vorige Lage langsamer zurückkehrt und unter Umständen darüber hinausgeht oder in der neuen Stellung verharrt, entsprechend einer dauernden Verminderung der Negativität der kathodischen Faserstellen.

Ob das Eine oder das Andere geschieht, hängt im Wesentlichen davon ab, in welchem Stadium der zeitlichen Entwicklung des Actionsstromes die Reizung erfolgt. Schliesst man den polarisirenden Strom sofort im Beginn oder nur wenig später, so sieht man nach kurzdauernder Reizung fast regelmässig der dadurch bewirkten Verminderung des negativen Nachstromes wieder eine entsprechende Zunahme folgen und kann nun denselben Versuch mit gleichem Erfolg mehrmals hintereinander wiederholen. Reizt man jedoch zu einer Zeit, wo die spontane Abnahme des Nachstromes unmittelbar bevorsteht oder bereits begonnen hat, so erzielt man in der Regel nur eine mehr oder weniger starke, plötzliche Beschleunigung des Rückganges und falls die Reizung noch später erfolgt, wohl auch wieder negative Polarisation, wenn auch viel schwächer als zu Anfang der Versuchsreihe. Bisweilen macht sich die entgegengesetzte positive Wirkung auch in diesem Falle noch durch ein vorübergehendes Zögern der negativen Ablenkung bemerkbar.

Es ist bemerkenswerth, dass man unmittelbar nach dem Abklingen des Actionsstromes, welches immer längere Zeit für sich in Anspruch nimmt, durch Schliessung desselben absteigenden Stromes, der anfangs so starke Wirkungen auslöste, vergleichsweise nur geringfügige Ablenkungen im Sinne eines negativen Polarisationsstromes erzielt. Gönnt man dem Muskel jedoch längere Ruhe, indem man ihn in der Zwischenzeit in physiologischer Kochsalzlösung liegen lässt, so wiederholen sich bei gleicher Reizung genau dieselben oben beschriebenen Erscheinungen. Es spricht dies sehr zu Gunsten der Annahme einer localen, durch die starke und anhaltende Dauererregung des vergifteten Muskelabschnittes bewirkten Ermüdung, und es steht hiemit in Übereinstimmung, dass auch die mechanischen Reiz-

erfolge unter gleichen Verhältnissen oft wesentlich beeinträchtigt erscheinen.

Die nachstehenden Versuchstabellen mögen zur näheren Erläuterung des bisher Mitgetheilten dienen.

Der horizontal ausgespannte Muskel ist durchwegs mit dem unteren Ende nach links gerichtet zu denken; von den drei Bussolelektroden berührten zwei direct die sehnigen Enden, die dritte einen der Muskelmitte etwa entsprechenden Punkt. Die Reizelektroden wurden beiderseits an die Knochenstümpfe angelegt. Die Ableitung erfolgte in der Regel nur von der linken kathodischen Hälfte. Die Richtung des polarisirenden Stromes ist in den Tabellen durch die beigeschriebenen Pfeile angedeutet.

1. *Rana temporaria*, curarisirt, das untere Sartoriusende 5 Min. in 0·01% Veratrinlösung getaucht, hierauf 15 Min. mit 0·6% NaCl-Lösung behandelt. *SZ* = Schliessungszeit; *MR* = Momentanreiz, bewirkt durch rasches Schliessen und Öffnen des Reizkreises mittels der Doppelwippe. Der Muskel erweist sich vor der ersten Reizung bei Ableitung von der kathodischen Hälfte stromlos. Der starke negative Actionsstrom nach der 1., 5., 9. Reizung wird jedesmal sofort rasch compensirt.

Zahl der Elemente	SZ	Linke Hälfte	Rechte Hälfte	Bemerkungen
2 Dan.	*MR* ←	rasch —40 langs. bis —74 sc.		
	1 Sec. ←	+18 rasch 0		
	2 ←	+32 „ +4		
	4 ←	+ 9 „ 0		
				Nach 10 Min. Pause *MS* (Muskelstrom) = —8 sc.
2 Dan.	*MR* ←	—32 langs. —56		
	2 Sec. ←	+33 rasch 0		
	2 →	+16 —8		
	2 ←	+24 +3		
				Pause von 10 Min. *MS* = —7 sc.
2 Dan.	*MR* ←	rasch—24 langs.—47		
	1 Sec. ←	+26 langs. —2		
	3 „ ←	+ 8 0		
	5 „ ←	—12 0		

2. *R. tempororia.* curarisirt; Alles wie im vorigen Versuche.

Zahl der Elemente	SZ	Linke Hälfte	Rechte Hälfte	Bemerkungen
2 Dan.	*MR* ←	rasc —21 langs. —54		
	MR ←	+12 0		
	1 Sec. ←	+23 —5		
	3 ←	zögert dann —3		
	5 „ ←	—14 langs. —6		
				Pause von 15 Min. *MS* = —12 Sec.
2 Dan.	*MR* ←	rasch —18 langs. —35		
	1 Sec. ←	+20 langs. —2		
	3 ←	—8 +15 langs. 0		
	4 ←	—18 langs. —12		
				Pause von 10 Min.
	MR ←	rasch —25 langs. —39		nach Abquetschung des unteren (linken) Muskelendes und Compens. d. Stromes
	2 Sec. ←	+24 langs — 5		
	2 ←	+36 langs. + 3		
	2 „ →	+28 langs. +10		

Wie aus den vorstehenden Versuchsreihen unmittelbar hervorgeht, gelingt es unter geeigneten Umständen, auch am quergestreiften Muskel bei Reizung mit Kettenströmen starke positiv kathodische Nachströme zu beobachten. Eine nothwendige Vorbedingung scheint es hienach nur zu sein, dass die, die physiologische Kathode repräsentirenden Faserstellen sich zur Zeit der Reizung bereits in einem starken und gleichmässigen Erregungszustande befinden, was mit den oben erwähnten theoretischen Anschauungen offenbar im vollsten Einklange steht.

Man könnte den Einwand geltend machen wollen, dass es sich bei den in Rede stehenden Versuchen nicht sowohl um eine der anodischen Schliessungswirkung vergleichbare kathodische Öffnungshemmung handelt, sondern vielmehr lediglich um die Folge einer durch die vorausgehende Reizung bewirkten, ört-

lichen Ermüdung des Muskels an den Austrittstellen des Stromes, wodurch die bereits bestehende Erregung vorübergehend oder dauernd geschwächt würde. Gegen eine derartige Auffassung spricht jedoch entschieden der Umstand, dass die Grösse der positiven Ausschläge durchaus nicht proportional mit der Schliessungsdauer des polarisirenden Stromes zunimmt, wie es doch wohl der Fall sein müsste, wenn die relative Positivität der kathodischen Faserstellen nur durch eine locale Ermüdung bedingt wäre.

So lehrt ein Blick auf die vorstehenden Tabellen, dass eine Zunahme der positiv kathodischen Wirkungen mit wachsender Schliessungsdauer nur innerhalb sehr enger Grenzen derselben stattfindet und bald in das Gegentheil umschlägt, obschon die tonische Erregung noch in ausreichendem Masse besteht und kurzdauernde Reizungen daher nach wie vor von positiven Ausschlägen gefolgt sind. Oft hat man dann Gelegenheit zu sehen, wie bei allmäliger Steigerung der Schliessungsdauer die anfangs rein positiven Ablenkungen zunächst doppelsinnig (positiv mit negativem Vorschlag) werden, wobei die zweite Phase mehr und mehr zurücktritt, um schliesslich einsinnig negativen Wirkungen zu weichen. (Vergl. Tab. 2.)

Ebensowenig kann daran gedacht werden, den positiv kathodischen Nachstrom etwa durch eine von der Anode aus bis zur mittleren Bussolelektrode fortgepflanzte Öffnungserregung zu erklären, denn die verhältnissmässig geringe Stärke des Reizstromes im Verein mit der kurzen Schliessungszeit und der für die Auslösung starker Öffnungserregung des Musc. sartorius ungünstigen absteigenden Stromesrichtung lässt jede derartige Annahme von vorneherein unzulässig erscheinen. Es ist übrigens in jedem einzelnen Falle leicht, sich davon zu überzeugen, dass bei Ableitung in der Continuität des Muskels, etwa dem mittleren Drittel entsprechend, unter den gegebenen Versuchsbedingungen niemals erhebliche Spannungsdifferenzen nachzuweisen sind.

Es bleibt daher, soviel ich sehe, nur die bereits erwähnte Annahme übrig, dass der positiv kathodische Nachstrom im vorliegenden Falle durch eine im Augenblick der Öffnung des Reizstromes an der physiologischen Kathode sich entwickelnde Hemmung der daselbst

bestehenden Dauererregung und dadurch bewirkte relative Positivität der betreffenden Faserstellen bedingt wird.

Mit dieser Deutung der beobachteten Erscheinungen stehen nicht nur die im ersten Abschnitt der vorliegenden Arbeit mitgetheilten Erfahrungen betreffs der Gestaltveränderungen des elektrisch gereizten Veratrinmuskels in bester Übereinstimmung, sondern ebenso auch die im Folgenden noch zu beschreibenden Thatsachen.

Wie schon mehrfach hervorgehoben wurde, gleichen die Folgeerscheinungen der unter dem Einfluss der Anode während der Schliessungsdauer des Stromes erzeugten Veränderungen der erregten Muskelsubstanz in jeder Beziehung denen, welche man unter denselben Umständen an der Kathode bei Öffnung des Stromes wahrnimmt. Es gilt dies nicht nur bezüglich der Gestaltveränderungen des Muskels, die sich in beiden Fällen als eine örtlich beschränkte Erschlaffung kennzeichnen, sondern auch hinsichtlich der begleitenden elektromotorischen Erscheinungen, characterisirt durch relative Positivität der Ein-, beziehungsweise Austrittstellen des Stromes, wodurch einerseits ein negativ anodischer, anderseits ein positiv kathodischer Nachstrom erzeugt wird.

Da die Methode der Untersuchung der secundär elektromotorischen Erscheinungen nur gestattet, die Folgen der elektrischen Reizung nach Öffnung des polarisirenden Stromes festzustellen, so ist klar, dass, sobald die Bedingungen für die Auslösung deutlicher Öffnungserregung gegeben sind (also insbesondere bei Anwendung stärkerer Ströme und längerer Schliessungsdauer), der durch dieselbe bedingte positiv anodische Nachstrom in den Vordergrund treten wird, während der negative Nachstrom nur bisweilen als Vorschlag sich geltend machen kann. Nur in dem Falle, wenn das Zustandekommen der Öffnungserregung irgendwie erschwert oder ganz verhindert ist, darf man erwarten, stärkere Wirkungen im Sinne eines negativ anodischen Polarisationsstromes zu beobachten, wie es z. B. thatsächlich der Fall ist an erschöpften Präparaten oder nach Abtödtung der anodischen Faserenden. In dieser Beziehung ist es nun von Interesse zu sehen, dass unter denselben Umständen, unter

welchen man an dem einseitig veratrinisirten Sartorius starke positiv-kathodische Wirkungen bei Öffnung des Stromes beobachtet, auch überwiegend negativ anodische Nachströme constatirt werden, wenn der Strom an dem vergifteten Muskelende eintritt, und zwar unter Bedingungen, wo am normalen Präparate voraussichtlich rein positiv anodische Polarisation von bedeutender Stärke würde zur Beobachtung gelangt sein. (Vergl. oben Tab. 1 u. 2.)

Es ist ferner sehr bemerkenswerth, dass die positiv kathodische Polarisation an einseitig veratrinisirten Muskeln während einer daselbst bestehenden Dauererregung durch Abtödtung des betreffenden Muskelendes nicht nur nicht beeinträchtigt wird, sondern, wie ich dies auch früher schon am Muschelmuskel beobachtete, sehr oft beträchtlich zunimmt.

Man kann sogar unmittelbar nach dem Abklingen des durch einen Momentanreiz erzeugten Actionsstromes eines in der angegebenen Weise vorbereiteten Muskels die Fähigkeit desselben, positiv kathodische Nachströme zu liefern, sofort wieder hervorrufen, wenn man die der Austrittstelle des Reizstromes entsprechenden vergifteten Faserenden etwa durch Quetschen mittels einer Pinzette abtödtet, und den dadurch erzeugten starken Demarcationsstrom compensirt. Durch diesen Eingriff wird bekanntlich die Auslösung einer Schliessungserregung wesentlich behindert, während, wie es scheint, die Folgen der Hemmungswirkungen nach wie vor zur Geltung kommen. Bevor ich jedoch auf die Bedeutung dieser auf den ersten Blick auffallenden Erscheinung näher eingehe, muss ich erst noch einige andere Thatsachen besprechen, die sich auf das Vorhandensein positiv kathodischer Nachströme bei elektrischer Reizung normaler nicht vergifteter Muskeln beziehen.

III.

Über positive kathodische Polarisation an normalen quergestreiften Muskeln.

Hering,[1] welcher ausschliesslich Muskel von *R. esculenta* benützte, erwähnt bereits, dass bisweilen an ganz frischen Muskeln nach der ersten Reizung äusserst schwache Ausschläge des Magneten im Sinne einer positiv kathodischen Polarisation auftreten, ging aber vorerst nicht näher auf die Untersuchung dieser geringfügigen Wirkungen ein. Es ist mir später bei Wiederholung solcher Versuche an Sartoriuspräparaten von in Eis gekühlten Fröschen *(R. esculenta)*, deren Erregbarkeit einen sehr hohen Grad erreicht hatte, allerdings manchmal gelungen, stärkere positiv kathodische Wirkungen zu erzielen, indessen blieben dieselben doch immer weit hinter jenen zurück, welche man unter gleichen Umständen an Präparaten von *R. temporaria* beobachtet.

So war es mir denn schon bei Benützung der Edelmann-schen Bussole sofort aufgefallen, dass normale Sartoriuspräparate von *R. temporaria* bei Reizung mit mittelstarken Strömen und kurzer Schliessungsdauer anfangs sehr oft rein positive kathodische Nachströme von beträchtlicher Stärke erkennen lassen, wenn vom unteren (kathodischen) Ende und einem der Muskelmitte entsprechenden Punkte abgeleitet wurde. Die Ablenkungen, welche ich im günstigsten Falle unter diesen Verhältnissen beobachtete, betrugen allerdings immer nur wenige (im Max. 5) Skalentheile, doch konnte es sich bei Ausschluss aller Fehlerquellen nicht wohl um eine Täuschung handeln und kam es nur darauf an, die schwachen Wirkungen durch Anwendung eines möglichst empfindlichen Instrumentes deutlicher sichtbar und so einer genaueren Untersuchung zugänglich zu machen.

Ich gebe vorerst zum Vergleich mit den früheren Versuchen am Veratrinmuskel einige mittels der Edelmann'schen Bussole beobachtete Werthe positiv kathodischer Polarisation an einem frischen nicht vergifteten Sartorius von *R. temporaria*.

---

[1] Diese Beiträge XII, pag. 430 (pag. 16 des Sep.-Abdr.)

3. Versuchsanordnung wie bei 1. und 2.

Zahl der Elemente	SZ	Linke Hälfte	Rechte Hälfte	Bemerkungen
2 Dan.	*MR* ←	+ 5 sc. langs. 0		Nach Abquetschen des unteren (linken) Endes u. Compens. des Stromes
	„ ←	+ 2 0		
	2 Sec. ←	—14 —3		
	MR ←	+11 0		
	1 Sec. ←	+ 4 0		
	3 Sec. ←	—12 rasch +1		

Bei allen im Folgenden noch zu beschreibenden Versuchen bediente ich mich einer von Meyer in Zürich nach Hermann's Angaben construirten Spiegelbussole, die hinsichtlich ihrer Empfindlichkeit allen Anforderungen entsprach. Bezüglich der Beschreibung derselben kann ich auf die Hermann'sche Abhandlung in Pflüger's Archiv verweisen [1] und will nur bemerken, dass das von mir benützte neue Instrument noch um 1000 Windungen mehr besitzt als jenes Hermann's. Dem Längsquerschnittstrom eines mit dem unteren Ende auf die Pinselelektroden gelegten N. ischiadicus eines mittelgrossen Frosches entsprach an dem mittels des Hauy'schen Stabes aperiodisch gemachten Instrument bei einer Spannweite der ableitenden Elektroden von etwa 1 Ctm. durchschnittlich eine Ablenkung von 120—150 Skalentheilen, wobei der Abstand der Skala vom Spiegel etwa 2·5 Meter betrug. Der Demarcationsstrom des Sartorius trieb unter analogen Ableitungsbedingungen die Skala natürlich sofort weit aus dem Gesichtsfelde und musste daher, sobald beträchtliche Spannungsdifferenzen schon vor Beginn der Reizversuche vorhanden waren, der Compensator vor Schliessung des Bussolkreises immer schon annähernd richtig eingestellt werden.

Unter diesen Umständen liess sich nun mit vollster Sicherheit zeigen, dass positive kathodische Polarisation als Folge-

[1] Pflüger's Archiv XXI.

erscheinung elektrischer Reizung mit Kettenströmen auch an gänzlich unversehrten, quergestreiften Muskeln, und zwar unter günstigen Verhältnissen als regelmässiger Befund nachweisbar ist.

Ich theile als Beleg hiefür nachstehend drei Versuchsreihen mit, die ohne weiters verständlich sind.

4. Sartorius von *R. temporaria*, curarisirt. Versuchsanordnung wie bei 1., 2. u. 3. Das Zeichen > bedeutet Rückgang des Skalenbildes mit abnehmender Geschwindigkeit. Der Muskelstrom der linken Hälfte betrug anfangs —70 sc. und wurde compensirt.

Zahl der Elemente	*SZ*	Linke Hälfte	Rechte Hälfte	Bemerkungen
2 Dan.	*MR* ←	+108 sc. > 0		
"	1 Sec. ←	+ 87 > 0		
"	3 " ←	— 23 +14 > —42		
"	2 " ←	— 12 +55 > —22		
	1 ←	+260 > +50		
	5 ←	+140 > +12		Nach Abquetschen des unteren Muskelendes. (*MS* compensirt)
	10 " ←	+ 58 > +32		
	10 " ←	— 27 +8		
	MR →	+226 >0		

5. Sartorius von *R. temporaria* curarisirt. Versuchsanordnung wie vorher. *MS* vor Beginn = —76 sc.

Zahl der Elemente	*SZ*	Linke Hälfte	Rechte Hälfte	Bemerkungen
2 Dan.	*MR* ←	+53 rasch —22		
"	1 Sec. ←	+36 " —30		
	2 ←	—82 langs. —18		
				Pause von $1/4$ Stunde *MS* = +82 sc.
	MR ←	+13 rasch —11		
	1 Sec. ←	— 3+8 rasch —15		
	1 ←	+56 > +12		Nach Abquetschung des unteren Muskelendes. *MS* compensirt.
	3 ←	—42 langs. —24		

6. Sartorius von *R. temporaria* nicht curarisirt; das obere Muskelende abgebunden, sonst Alles wie in den vorigen Versuchen. *MS* im Beginn —52 sc.

Zahl der Elemente	SZ	Linke Hälfte	Rechte Hälfte	Bemerkungen
2 Dan.	*MR* ←	+48 > +2		
				3 Min. Pause; *MS*=0.
	MR ←	+53 rasch + 9		
	„ ←	+32 „ —12		
	1 Sec. ←	—70 langs. —24		
	MR ←	+52 > —43		Nach Abquetschen des unteren Muskelendes und Compensation des Stromes.
	1 Sec. ←	+35 > 0		
	2 ←	— 5 langs. —16		
	1 ←	+49 > 0		
	4 ←	—46		

Bei Durchsicht der vorstehenden Tabellen zeigt sich, dass die positiv kathodische Polarisation unversehrter Muskeln bisweilen sehr beträchtliche Werthe zu erreichen vermag, und wenn auch so starke Wirkungen, wie z. B. in Tab. 4 nur ausnahmsweise beobachtet werden, so wird man doch, vorausgesetzt dass die Präparate genügend empfindlich sind, bei Reizung mit mittelstarken Kettenströmen und kurzer Schliessungszeit kaum jemals gleichsinnige Nachströme der kathodischen Muskelhälfte vermissen. Dieselben treten entweder sofort nach Schliessung des Bussolkreises rein hervor oder entwickeln sich erst nach Ablauf eines mehr oder weniger deutlich ausgeprägten negativen Vorschlages, der bisweilen nur durch den verzögerten Eintritt der positiven Ablenkung angedeutet erscheint. Im Allgemeinen kann man sagen, dass die kathodischen Polarisationserscheinungen frischer Muskeln in der Weise von der Schliessungszeit des Reizstromes abhängen, dass in der Regel zunächst rein positive Nachströme auftreten, denen sich in der Folge mit wachsender Schliessungsdauer rasch zunehmende negative beigesellen, die anfangs nur als Vorschläge sich geltend machen, später aber die positiven Wirkungen gänzlich unterdrücken. Diese letzteren erscheinen daher unter Umständen so zu sagen als eine vorübergehende

„positive Schwankung“ eines negativen Polarisationsstromes, nach deren Ablauf der Magnet fast regelmässig mit abnehmender Geschwindigkeit wieder über den Nullpunkt hinausschwingt, so dass schliesslich eine mehr oder weniger starke negative Ablenkung zurückbleibt, die nur ganz allmälig schwindet. (Vergl. Tab. 4 u. 5 und weiter unten 7 u. 8.) Bisweilen erscheint die positive Wirkung nur durch ein flüchtiges Zögern der negativen Ablenkung angedeutet. (Vergl. unten Tab 8.)

So wechselnd sich nun im Einzelnen die Erscheinungsweise der kathodischen Polarisation an frischen unversehrten Muskeln gestaltet, so lässt sich doch unter allen Umständen immer leicht die Thatsache feststellen, dass die Intensität des abgeleiteten positiven Nachstromes in directer Abhängigkeit von der Schliessungsdauer des polarisirenden Stromes steht, derart, dass sie stets mit dem Wachsen der letzteren rasch abnimmt. Über eine gewisse Grenze der Schliessungszeit hinaus beobachtet man ausnahmslos nur einsinnige, negativ-kathodische Polarisation, wie dies übrigens an weniger erregbaren Präparaten von vorneherein und unter allen Umständen der Fall ist. In ähnlicher Weise wie von der Schliessungsdauer, zeigt sich die positiv-kathodische Polarisation auch abhängig von der Stärke des Reizstromes. Sehr schwache Ströme erzeugen, wenn sie überhaupt wirken, stets nur schwache negative Nachströme und das Gleiche gilt anderseits auch von sehr starken, durch welche offenbar die Muskelsubstanz an der Kathode selbst bei kurzer Schliessungsdauer rasch tiefer greifenden Veränderungen unterliegt.

Später noch mitzutheilende Thatsachen legen den Gedanken nahe, dass eine gewisse Beziehung besteht zwischen dem positiv-kathodischen Polarisationsstrom und dem elektromotorischen Verhalten des ruhenden Muskels, derart, dass derselbe leichter und stärker entwickelt wird, wenn bereits von vorneherein ein gesetzmässiger Ruhestrom vorhanden ist, im gegebenen Falle also das untere Sehnenende sich negativ gegen die Muskelmitte verhält. Wenn nun auch auf Grund der noch zu erörternden Befunde eine solche Beziehung nicht geläugnet werden soll, so kann sie doch keineswegs als durchgreifende Regel gelten und ich möchte daher noch besonders betonen, dass ich

nicht nur an Präparaten, welche von vorneherein gesetzmässige Spannungsdifferenzen im Sinne eines aufsteigenden Demarcationsstromes erkennen liessen, sondern auch an gänzlich stromlosen Muskeln, sowie an solchen, welche im verkehrten Sinne elektromotorisch wirkten, positiv-kathodische Polarisation beobachtet habe.

Überblickt man eine grössere Reihe von Polarisationsversuchen an frischen, möglichst unversehrten Sartoriuspräparaten von *R. temporaria*, so lässt sich nicht verkennen, dass, wenn auch positiv-kathodische Nachströme in der Mehrzahl, wenigstens bei den ersten Reizungen, beobachtet werden, dieselben doch in der Regel den anderen secundär elektromotorischen Erscheinungen und insbesondere den positiv-anodischen Nachströmen hinsichtlich ihrer Stärke wesentlich nachstehen. Fälle, wie der oben Tab. 3 mitgetheilte, deren ich übrigens mehrere beobachtete, gehören, wenigstens zu der Jahreszeit, in welche meine Versuche fielen (im ersten Frühjahr), doch immerhin zu den Ausnahmen. Später im Jahre, wenn die Thiere längere Zeit bei höherer Aussentemperatur verweilten und ihre Muskeln nicht mehr jene schön rothe Färbung zeigen, die für die gute Beschaffenheit derselben so characteristisch ist, gelingt es überhaupt nur noch ausnahmsweise in einzelnen Fällen, schwache Spuren positiv-kathodischer Polarisation nachzuweisen.

Es ist nun sehr bemerkenswerth und für die Deutung der positiv-kathodischen Nachströme von grossem Interesse, dass es nach Abtödtung des der „physiologischen Kathode“ entsprechenden Muskelendes selbst an weniger empfindlichen Präparaten gewöhnlich leicht gelingt, noch ziemlich starke positive Nachströme bei Reizung mit atterminal gerichteten Kettenströmen auftreten zu sehen.

Ein Blick auf die obenstehenden Tab. 4, 5 und 6 zeigt, dass hier eben so wenig wie bei dem Veratrinmuskel die Möglichkeit positiver Polarisation an den Austrittstellen des Stromes durch Abtödtung des betreffenden Muskelendes aufgehoben wird, ja es zeigt sich sogar in der Mehrzahl der Fälle nachher eine oft sehr erhebliche Verstärkung der gleichsinnigen Ablenkungen.

Dies berechtigte von vorneherein zu der Erwartung, dass auch in solchen Fällen, wo positiv-kathodische Wirkungen überhaupt nicht nachweisbar sind, dieselben so zu sagen künstlich durch Abtödtung des kathodischen Muskelendes hervorgerufen werden könnten. Die nachstehenden Versuchsreihen zeigen, dass dies in der That der Fall ist.

7. Sartorius von *R. temporaria*, curarisirt. Versuchsanordnung wie früher. *MS* = — 20 sc.

Zahl der Elemente	*SZ*	Linke Hälfte	Rechte Hälfte	Bemerkungen
2 Dan.	1 Sec. ←	— 6 +14 rasch —25		
	MR ←	—34 langs. —18		
	MR ←	+ 83 > + 2		Dritte und folgende Reizungen nach Abquetschen d. unteren (link.) Muskelendes. Strom compensirt.
	1 Sec. ←	+112 > +25		
	3 ←	+ 91 > +18		
	5 ←	+ 24 langs. +11		
	6 ←	— 20 0		
	1 „ ←	+ 54 > + 6		

8. Sartorius von *R. temporaria*, curarisirt. Versuchsanordnung wie vorher. *MS* = +9 sc. (verkehrt).

Zahl der Elemente	*SZ*	Linke Hälfte	Rechte Hälfte	Bemerkungen
2 Dan.	*MR* ←	rasch —3 +12 —15		
	MR ←	—7 zögert dann rasch —22		
	1 Sec. ←	+76 > +8		Die dritte und die folgenden Reizungen nach Abtödtung des unteren Endes mittels conc. Lösung von Na_2CO_3. *MS* compensirt.
	5 ←	—63 (dauernd)		
	1 ←	+66 > +12		
	1 ←	+97 > 0		

9. Sartorius von *R. temporaria*, curarisirt. Versuchsanordnung wie vorher. *MS* vor Beginn = —43 sc.

Zahl der Elemente	*SZ*	Linke Hälfte	Rechte Hälfte	Bemerkungen
2 Dan.	*MR* ←	— 32 > — 5		
	MR ←	+ 46 > —11		Die zweite und die folgenden Reizun. nach Abtödtung des untern Endes mit conc. Lösung von NaCl.
	1 Sec. ←	+ 23 > 0		
	3 „ ←	— 26 > + 3		
	MR ←	+ 33 > — 4		
	←	+ 36 > 0		*MS* compens. (460°)
	MR ←	—114 (dauernd)		Nach ½ stündiger Pause
	„ ←	+ 24 > — 2		*MS* compens. (280°)

Wie die vorstehenden Versuchsreihen zeigen, folgt die positiv kathodische Polarisation nach Abtödtung des betreffenden Muskelendes ganz denselben Gesetzen bezüglich ihrer Abhängigkeit von der Intensität und Schliessungsdauer des Reizstromes wie vorher und stimmt auch, abgesehen von graduellen Verschiedenheiten, durchaus mit der entsprechenden Erscheinung an einseitig veratrinisirten Muskeln überein. Es fehlt durchwegs auch in beiden Fällen der den positiv kathodischen Nachstrom bei normalen unversehrten Muskeln oft einleitende negative Vorschlag, ein Umstand, der, wie es scheint, die nahe Beziehung, welche zweifelsohne zwischen der kathodischen Schliessungserregung und dem negativen Nachstrom besteht, deutlich hervortreten lässt. Ist nämlich der erwähnte negative Vorschlag im Wesentlichen als eine unmittelbare Nachwirkung der Schliessungserregung aufzufassen, so muss es auch wie diese durch einseitige Abtödtung (an der Kathode) ganz oder theilweise unterdrückt werden, wie es denn auch thatsächlich immer der Fall ist. Anderseits wurde früher gezeigt, dass auch während einer bestehenden Dauererregung der kathodischen Faserstellen eines local mit Veratrin behandelten Muskels ein entsprechend

gerichteter Kettenstrom nur schwache oder gar keine Schliessungserregung auslöst.

Berücksichtigt man die so auffallende Übereinstimmung, welche hinsichtlich der Bedingungen des Eintretens und der Erscheinungsweise der positiv kathodischen Polarisation einerseits am Veratrinmuskel und anderseits nach Abtödtung der kathodischen Faserenden des normalen quergestreiften Muskels besteht, so erscheint der Gedanke gewiss naheliegend, die Erscheinung in beiden Fällen auch auf dieselbe Ursache zurückzuführen. Hier wie dort hätte man es demnach mit einer bei Öffnung des Reizstromes an der physiologischen Kathode sich entwickelnden Hemmung einer bestehenden Dauererregung und dadurch bewirkten relativen Positivität der Austrittstellen des Stromes gegen andere Muskelpunkte zu thun.

So wenig die Richtigkeit dieser Auffassung nun auch bezüglich des local veratrinisirten Muskels zu bezweifeln sein dürfte, so bedarf die angedeutete Verallgemeinerung doch noch einer näheren Begründung.

Dass nach einseitiger Abtödtung der Faserenden eines normalen, regelmässig gebauten Muskels die nächst angrenzenden erregbaren Querschnitte desselben sich in einem Zustande mehr oder weniger starker Dauererregung befinden, kann wohl nicht geläugnet werden und verräth sich übrigens oft schon makroskopisch durch die daselbst nachweisbare locale Contraction, welche mittels des Mikroskopes in allen Fällen leicht zu erkennen ist.

Unter dieser Voraussetzung verliert aber das Hervortreten positiv kathodischer Nachströme bei atterminaler Durchströmung einseitig verletzter Muskeln sofort alles Befremdende; es ergibt sich vielmehr dann unmittelbar als nothwendige Folge jedes derartigen Eingriffes unter der Voraussetzung einer kathodischen Öffnungshemmung. Ein solches Präparat verhält sich eben im Wesentlichen nicht anders wie ein örtlich mit Veratrin behandelter Muskel unmittelbar nach einem Momentreiz und Alles was früher über das Verhalten der secundär elektromotorischen Erscheinungen an einem solchen mitgetheilt wurde, findet unmittelbar auch im vorliegenden Falle Anwendung.

Es ist mit Rücksicht auf die vorstehenden Erörterungen beachtenswerth, dass die Art und Weise der Abtödtung des Muskelendes für den Erfolg der Reizung bezüglich der positiv kathodischen Polarisation nicht ganz gleichgiltig ist. Die stärksten positiv kathodischen Nachströme beobachtete ich regelmässig nach localer Einwirkung concentrirter Lösungen von Natronsalzen (insbesondere NaCl und Na_2CO_3) auf das kathodische Muskelende.

Wesentlich schwächer wirkt schon die mechanische Zerstörung durch Abquetschen und noch ungünstiger die locale Behandlung mit verdünnten Lösungen von Kalisalzen, durch welche die Erregbarkeit an Ort und Stelle rasch und wesentlich beeinträchtigt wird. Von den genannten Natronsalzen ist es bekannt, dass sie im Beginn der Einwirkung die Muskelsubstanz ausserordentlich stark erregen, beziehungsweise ihre Erregbarkeit steigern. Da nun bei localer Application eine langsame Weiterverbreitung der Salzlösungen durch Diffusion stattfindet, so müssen in der ersten Zeit immer neue Querschnitte des Muskels in der Nähe der Demarcationsfläche in den Zustand der Erregung gerathen. Es ist ersichtlich, dass unter diesen Verhältnissen die Bedingungen für die Entwicklung positiv-kathodischer Nachströme sich weitaus am günstigsten gestalten. So sieht man dann auch gerade in der ersten Zeit nach Abtödtung der kathodischen Faserenden mittels concentrirter Kochsalzlösung, wo der dadurch erzeugte Demarcationsstrom noch in langsamer Zunahme begriffen ist, gewöhnlich die stärksten positiven Wirkungen.

Die Fähigkeit eines derartigen Präparates, unter den erwähnten Versuchsbedingungen bei Ableitung von der kathodischen Muskelhälfte positive Nachströme zu liefern, ist übrigens eine sehr nachhaltige und besteht, wenn schon in abnehmendem Maasse, auch noch nach längerem Auslaugen mit verdünnter Kochsalzlösung fort. Oft zeigt der Muskel dann (nach $^1/_4$ bis $^1/_2$ Stunde) bei elektrischer Reizung ein ganz ähnliches Verhalten, wie nach localer Veratrinvergiftung, indem nach möglichst kurzer Schliessung eines atterminal gerichteten Kettenstromes bei Ableitung von der kathodischen Hälfte zunächst ein sehr starker Ausschlag im Sinne einer Zunahme des (compen-

sirten) Demarcationsstromes, also einer negativen Polarisation erfolgt, während unmittelbar darauf der gleiche Reiz mehr oder weniger starke positive Polarisation bewirkt. (Vergl. oben Tab. 9.)

In allen Fällen, wo nach einseitiger Abtödtung des Muskels die positiv-kathodische Polarisation bei atterminaler Stromesrichtung gegenüber der negativ-kathodischen vorherrscht, lässt sich stets zeigen, dass bei abterminal gerichtetem Reizstrome ein gerade entgegengesetztes Wechselverhältniss zwischen den positiven und negativen anodischen Nachströmen besteht, indem die letzteren dann ausnahmslos überwiegen.

Ich brauche wohl kaum noch besonders hervorzuheben, dass in keinem der vorstehend besprochenen Fälle irgend erhebliche Spannungsdifferenzen in der Continuität des Muskels innerhalb der interpolaren Strecke als Folgen der elektrischen Reizung beobachtet wurden, so dass die ausschliesslich polare Entstehung der erörterten Polarisationserscheinungen als sichergestellt betrachtet werden darf. Es ist dies bemerkenswerth, weil es ja sonst naheliegend sein würde, die Erfahrungen über positiv-kathodische Polarisation quergestreifter Muskeln zu Gunsten der von du Bois-Reymond vertretenen Anschauungen über das Vorhandensein einer inneren positiven Polarisirbarkeit der Muskeln zu verwerthen.

Wenn, wie ich glaube, der Versuch, die positiven Nachströme, welche einerseits bei elektrischer Erregung des local veratrinisirten Muskels, anderseits aber auch nach Abtödtung der kathodischen Faserenden beobachtet werden, auf dieselbe Ursache zurückzuführen, im Ganzen als gelungen bezeichnet werden darf, so bleibt doch noch die Frage zu beantworten, wie die positiv-kathodische Polarisation an möglichst unversehrten, stromlosen Muskeln aufzufassen ist.

Man wird diese Thatsache nicht ohne weiteres mit der entsprechenden Erscheinung am unversehrten Muschelmuskel vergleichen dürfen; denn letzterenfalls handelt es sich um ein Gebilde, das sich in allen seinen Theilen im Zustande dauernder Erregung befindet, während der normale quergestreifte Muskel als ruhend vorausgesetzt wird. Handelt es sich dort nur um die Folgeerscheinungen einer an bestimmten Stellen eintretenden Hemmung der tonischen Erregung, und eine dadurch bewirkte

relative Positivität jener Stellen, so muss hier nothwendig eine locale Veränderung der ruhenden Muskelsubstanz angenommen werden, welche sich im gegebenen Falle durch ein Positivwerden derselben gegenüber anderen nicht alterirten Faserstellen verräth. Wie sofort ersichtlich ist, kann eine solche Veränderung an der Kathode unter den obwaltenden Umständen nur als Folgeerscheinung der vorhergehenden Schliessungserregung betrachtet werden, durch welche dieselben Faserstellen zweifelsohne zunächst stark negativ wurden, so dass der Gedanke, es handle sich hier so zu sagen um eine Reaction der lebenden Substanz gegen die vorausgehende Erregung, sich unmittelbar aufdrängt.

Es ist für die Auffassung der in Rede stehenden Veränderungen der Muskelsubstanz an der physiologischen Kathode nicht ohne Interesse, dass es leicht und an jedem Muskel gelingt, beliebige Abschnitte durch locale Behandlung mit gewissen chemischen Stoffen nicht nur, wie ich schon früher gezeigt habe,[1] negativ, sondern auch positiv gegenüber allen anderen zu machen und auf diese Weise so zu sagen künstlich einen verkehrten Muskelstrom zu erzeugen.

In der eben citirten Arbeit erwähnte ich bereits Versuche, die ich seinerzeit mit Na_2CO_3 und anderen, die Erregbarkeit der Muskelsubstanz erfahrungsgemäss steigernden Stoffen in der Hoffnung anstellte, es möchte durch locale Einwirkung derselben gelingen, die betreffenden Stellen positiv gegen andere zu machen. Die geringe Empfindlichkeit des Instrumentes, das mir damals allein zu Gebote stand (es handelte sich um ein älteres Meyerstein'sches Spiegelgalvanometer) ermöglichte es jedoch damals nicht, die Frage in bestimmter Weise zu entscheiden.

Ich habe die betreffenden Versuche neuerdings wieder aufgenommen und mich überzeugt, dass es in der That ausserordentlich leicht ist und mit grösster Sicherheit gelingt, die erwarteten Spannungsdifferenzen nach localer Behandlung mit verdünnten Lösungen von Na_2CO_3, NaCl oder auch Veratrin nachzuweisen. Taucht man das unversehrte untere Sartoriusende für kurze Zeit (5—10 Min.) in eine 0·5—1% Lösung von Na_2CO_3

---

1 Diese Beiträge V. W. S. B. LXXXI. Bd., III. Abth. 1880.

(minder geeignet erweist sich 2—4% NaCl-Lösung), so findet man es hierauf stets mehr oder weniger positiv gegen die Muskelmitte. Ablenkungen von +200 und mehr Scalentheilen gehören unter diesen Verhältnissen bei vorher stromlosen Muskeln an dem von mir benützten Hermann'schen Galvanometer durchaus nicht zu den Seltenheiten. Schwache gesetzmässige Ströme werden beseitigt oder selbst umgekehrt. Durch längeres Auslaugen mittels physiologischer Kochsalzlösung lassen sich die (verkehrten) „Natronströme", wenn auch weniger leicht als die „Kaliströme", wieder beseitigen.

Zwischen den eben besprochenen Folgen der directen Einwirkung gewisser chemischer Substanzen und der positiv kathodischen Polarisation als Folgeerscheinung der elektrischen Reizung unversehrter stromloser Muskeln besteht nun abgesehen von anderen der sehr wesentliche Unterschied, dass es sich, wie oben schon erwähnt wurde, letzterenfalls offenbar um eine indirecte Wirkung des Stromes, um eine „Reaction" der Muskelsubstanz gegen den primär an der Kathode ausgelösten Erregungsvorgang handelt. Hiefür spricht vor Allem die Thatsache, dass nach längerer Schliessungsdauer oder an minder günstigen Präparaten der positiven Ablenkung, wie oben gezeigt wurde, oft ein negativer Vorschlag vorangeht, und dass an minder empfindlichen Muskeln (wie insbesondere an solchen von *R. esculenta*) die positiv kathodische Polarisation entweder nur angedeutet erscheint oder ganz fehlt. Bei dieser Gelegenheit muss ich noch bemerken, dass die positive Reaction an der Kathode, wie es scheint, nicht in directer Abhängigkeit von dem jeweiligen Erregbarkeitszustande der betreffenden Faserstellen, steht, sondern noch von anderen, vorläufig unbekannten Bedingungen abhängt. Anderenfalls müsste man füglich erwarten, nach localer Behandlung des kathodischen Muskelendes mit verdünnten Lösungen von Na_2CO_3, wodurch die Erregbarkeit enorm gesteigert wird, bei entsprechender Stromesrichtung positiv kathodische Nachströme auch in solchen Fällen zu beobachten, wo vorher keine Spur davon nachzuweisen war. Dies ist jedoch niemals der Fall, sondern es wird durch ein solches Verfahren immer nur die negativ kathodische und positiv anodische Polarisation (als Ausdruck der Schliessungs-, beziehungsweise Öffnungs-

erregung) sehr wesentlich begünstigt, während positiv kathodische und negativ anodische Nachströme dann selbst bei kürzester, mittels der Doppelwippe erreichbarer Schliessungsdauer nicht auftreten. Es bliebe allerdings noch zu untersuchen, wie sich unter denselben Verhältnissen die secundär elektromotorischen Erscheinungen bei Reizung mit inducirten Strömen verhalten. Ebenso muss es weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, zu entscheiden, ob die hier vorausgesetzte positive Reaction der Muskelsubstanz nur bei elektrischer Erregung und nur an dem Orte der directen Reizung (der physiologischen Kathode) auftritt oder ob sie auch bei Anwendung anderer Reizmittel und entfernt von der Reizstelle in der Continuität des Muskels, der Fortpflanzung der Reizwelle etwa folgend beobachtet werden kann.

Die Resultate, zu denen ich seinerzeit durch Untersuchungen über die Folgen der elektrischen Erregung des Herzmuskels (der Schnecke und des Frosches) sowie des Schliessmuskels von Anodonta gelangt war, gewinnen durch die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit wesentlich an Bedeutung. Denn diese gestatten nunmehr mit Sicherheit die Verallgemeinerung derjenigen Folgerungen, zu denen insbesondere die Beobachtungen der Reizerfolge an dem in wechselnden Contractionszuständen befindlichen Herzmuskel führte.

Die Annahme zweier, den polaren Erregungsprocessen antagonistischer Hemmungsvorgänge, die für den Herzmuskel im Zustande der Systole unabweisbar schien, erweist sich nun, wie gezeigt wurde, auch als diejenige, welche die Folgeerscheinungen der elektrischen Reizung des quergestreiften Stammesmuskels in einfachster Weise zu erklären vermag.

Dies gilt eben sowohl bezüglich der mechanischen Reizerfolge, wie hinsichtlich der elektromotorischen Nachwirkungen. Beide Untersuchungsmethoden, die Prüfung der Gestaltveränderungen des gereizten Muskels einerseits und die Feststellung des Polarisationszustandes nach Beendigung der Reizung anderseits, ergänzen sich aber hiebei wechselseitig in erwünschter Weise, so dass ein befriedigender Einblick in das Wesen der durch den Strom bewirkten Veränderungen in der That erst durch die Combinirung beider Untersuchungsmethoden zu gewinnen sein wird. Dabei ist insbesondere zu bemerken, dass ein directer Beweis

für das Vorhandensein eines der Erregung folgenden oder ihr vorangehenden antagonistischen Vorganges durch entsprechende Gestaltveränderungen des Muskels selbstverständlich nur während einer bereits bestehenden dauernden Contraction desselben möglich ist, anderen Falls aber höchstens indirect, etwa durch Untersuchung der Erregbarkeitsveränderungen, erschlossen werden könnte. Dagegen gestattet die Untersuchung der secundär elektromotorischen Erscheinungen auch an dem ruhenden Muskel mit aller Sicherheit den Nachweis für das Vorhandensein polarer antagonistischer Vorgänge zu führen.

Die positiv anodische und negativ kathodische Polarisation einerseits, die positiv kathodische und negativ anodische Polarisation anderseits verdanken hiernach, paarweise zusammengehörig, polaren antagonistischen Veränderungen der Muskelsubstanz ihre Entstehung, von denen die einen zu Negativität der betreffenden Faserstellen, die andern zu Positivität derselben führen. Den ersteren entspricht als mechanischer Reizerfolg die Schliessungs- und Öffnungscontraction, den letzteren (bei Vorhandensein eines tonischen Contractionszustandes) die Schliessungs- und Öffnungserschlaffung. Wie jene sind wohl auch diese durch chemische, unter dem Einflusse des Stromes entstehende Veränderungen der erregbaren Muskelsubstanz bedingt, über deren Natur allerdings etwas Bestimmtes vorläufig nicht gesagt werden kann. Während aber die bei Schliessung des Stromes eintretenden Veränderungen direct durch diesen veranlasst sind, handelt es sich bei den Folgen der Öffnung wesentlich um Reactionserscheinungen der veränderten Muskelsubstanz selbst, und ist nicht nur die anodische Öffnungserregung, sondern auch die kathodische Öffnungshemmung in diesem Sinne zu deuten.

Erläuterung zu der Tafel.

Sämmtliche Curven sind durch Reizung des M. sartorius von *Rana temporaria* nach vorgängiger Veratrinvergiftung gewonnen. Als Stromquelle diente stets nur ein Daniell'sches Element ohne Einschaltung des Rheochords. Bei Fig. 1—7 war der Muskel im Hering'schen Doppelmyographen eingespannt und die Mitte desselben fixirt. Der mit *A* bezeichnete Curvenabschnitt entspricht jedesmal der anodischen, der mit *K* bezeichnete der kathodischen Muskelhälfte. Vor der eigentlichen Reizung (bei *S*) wurde eine lang anhaltende tonische Contraction des Muskels durch möglichst kurze Schliessung eines Kettenstromes oder einen einzelnen Inductionsschlag ausgelöst. Der Moment der Schliessung und Öffnung des Reizstromes ist beiderseits durch die Zeichen *S* und *O* markirt. Um Raum zu sparen, sind die Curven derart verkürzt dargestellt, dass der der Wiederverlängerung des Muskels entsprechende absteigende Theil nur theilweise reproducirt erscheint.

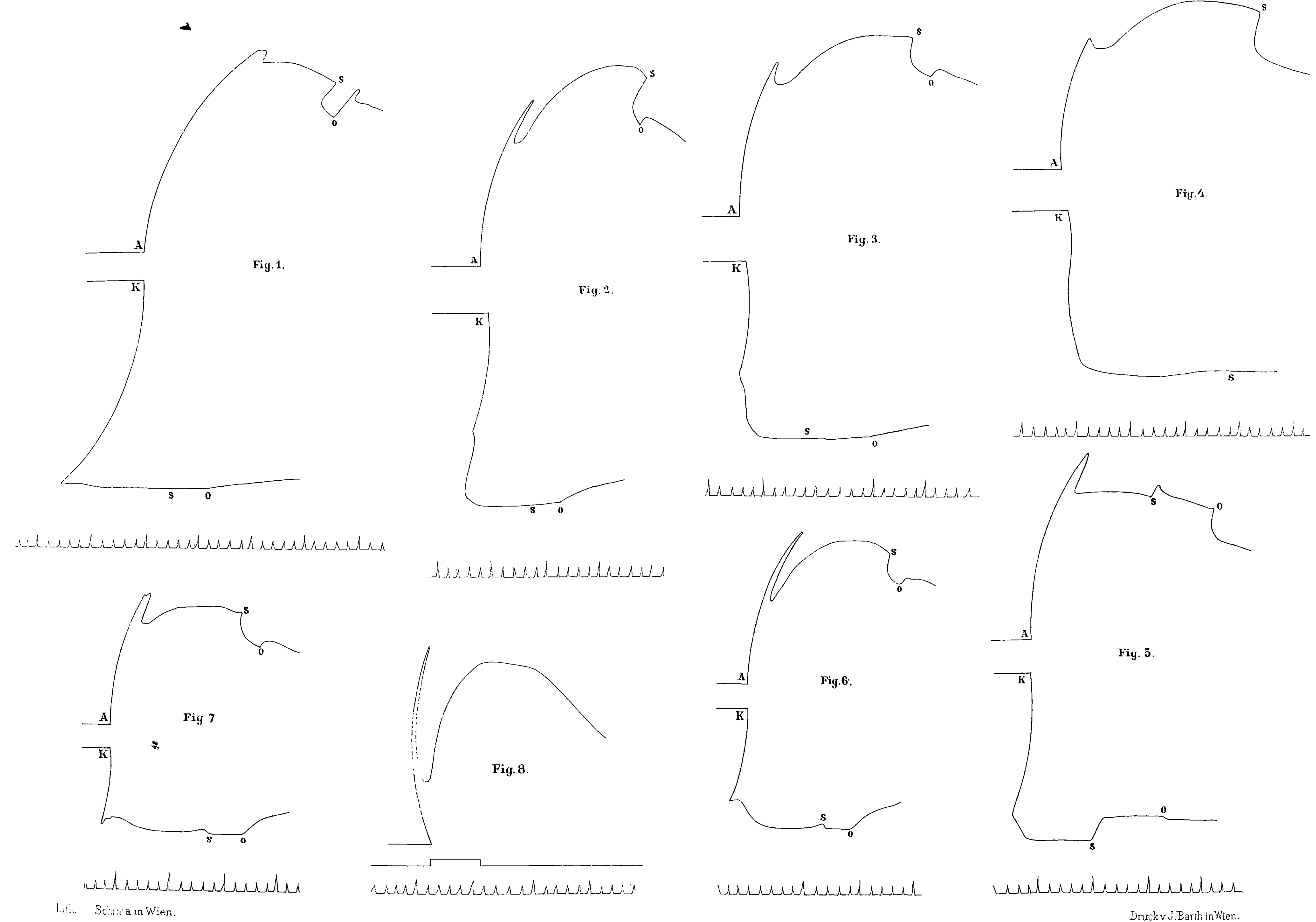
Fig. 1. Bei *S* deutliche Erschlaffung der anodischen Hälfte, die nach Öffnung des ↑ gerichteten Reizstromes (bei *O*) sich in Folge der Öffnungserregung wieder rasch verkürzt. Die kathodische Hälfte zeigt keinerlei Gestaltveränderungen bei der Reizung.

2—4. Wurden durch wiederholte Reizung eines und desselben Muskels mit gleichgerichtetem (↑) Strome gewonnen. Zwischen je zwei Reizungen wurde eine Pause von 10 Min. gemacht. Die Erscheinungen sind, abgesehen von der minder deutlichen Öffnungscontraction der anodischen Muskelhälfte (bei *O*) im Wesentlichen dieselben wie bei Fig. 1. In Fig. 3 ist bei *S* die Schliessungscontraction der kathodischen Hälfte angedeutet, eine Erscheinung, die in Fig. 6 und 7 sehr deutlich hervortritt.

5. Reizung mit ↓ gerichtetem Strome. Die auch in Fig. 2, 3, 6, 7 angedeutete Erscheinung, dass die kathodische Muskelhälfte bei Öffnung des Stromes plötzlich stärker erschlafft, während die anodische Hälfte sich entweder verkürzt oder keine Längenänderungen zeigt, ist hier besonders deutlich. Beide Curvenhälften zeigen bei *S* und *O* gerade entgegengesetzte Gestaltveränderungen.

6 und 7. Beide Curven stammen von einem und demselben Präparate und lassen ein ganz ähnliches Verhalten des Muskels erkennen wie Fig. 5. Der Reizstrom war ↑ gerichtet.

8 zeigt in besonders ausgeprägter Weise die auch bei den übrigen Curven angedeutete Erscheinung, dass der eigentlichen tonischen Verkürzung des Muskels eine rasch verlaufende Anfangszuckung vorangeht.



Lith. Schnea in Wien.

Sitzungsb. d. kais. Akad. d. W. math. naturw. Classe XCII. Bd. III. Abth. 1885

Druck v. J. Barth in Wien.